CYTOBIOLOGIE
BAND 1 · HEFT 3
Seiten 283–303 · 1970

Zur Feinstruktur des Rectalkomplexes von Attagenus piceus

The fine structure of the rectal complex of Attagenus piceus

WILFRIED PAULMANN [1])
I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. G. KÜMMEL)
Abteilung Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
(Leiter: Prof. Dr. E. WIESENBERGER)

Eingegangen am 15. Oktober 1969

Abstract

The fine structure of the cryptonephridial system of the dermestid *Attagenus piceus* is investigated. The Malpighian tubules are double connected with the hindgut. The hindgut epithelium of the proximal connection consists of long cells with just a few cell organelles. The distal attachment is larger than the proximal one. At this place the hindgut epithelium shows basal infoldings of the cell membrane. At the beginning of the distal attachment there is a zone of epithelial cells with apical infoldings, which are considered to be homologous to the rectal papillae of other insects. Along the distal attachment there is a line of cells, quite different to the others: they are covered by musculature from which they are partially separated by a split. Their function is still unknown. The cells of the Malpighian tubules show basal infoldings as well as an apical brushborder. Along the two attachments microvilli contain mitochondria.

Einleitung

Bei den Insekten sind die wichtigsten Exkretionsorgane die Malpighischen Gefäße. Eine Sonderstellung nehmen die sogenannten Kryptonephridien ein, bei denen die distalen Enden der Gefäße an den Enddarm angeheftet sind. Sie wurden beim Ameisenlöwen, bei Schmetterlingslarven, bei Zikaden und bei vielen polyphagen Käfern gefunden [63]. Bei einigen Käferfamilien sind sie besonders kompliziert: Hier sind sie nicht nur mit dem distalen, sondern an einer Stelle auch mit dem proximalen Enddarm verwachsen. Außerdem liegen sie in diesen Fällen nur einer Hälfte des Enddarmquerschnittes an. Eine solche Anordnung der Malpighischen Gefäße findet sich bei den Anobiiden (Klopfkäfern), bei den Bostrychiden (Bohrkäfern) und bei den Ptiniden (Diebs- und Messingkäfern) und Dermestiden (Speckkäfer) [47].

[1]) Dr. rer. nat. WILFRIED PAULMANN, Pharmakologisches Institut der Freien Universität, 1 Berlin 33, Thielallee 69–73. D 188 (Kurzfassung).

abgegeben werden soll. Dies wurde von keinem anderen Autor bestätigt. SAINI suchte vor allem nach Zellwandverdünnungen (sogenannte Leptophragmata), die er auch bei *Anthrenus* fand.

Die folgenden Beschreibungen schließen sich eng an die von MARCUS an. Seine Befunde konnten – bis auf das Sekret – bestätigt und um einiges erweitert werden.

1. Freier Enddarm

Der proximale, freie Enddarm ist im Querschnitt drehrund (Abb. 2). Wenn er völlig entleert ist, wird sein Lumen durch 6 Falten geschlossen. Eine Ringmuskulatur läuft um den ganzen Darm herum. Längsmuskulatur findet sich nur dort, wo die Falten ansetzen.

Das Rectum ähnelt in seinem Aufbau dem proximalen freien Enddarm. Es ist nur etwas weitlumiger. Besondere Rectalpapillen, wie sie an vielen anderen Insektenenddärmen vorkommen, fehlen.

Im elektronenmikroskopischen Bild stellen alle Zellen des freien Enddarmes einfache Epithelzellen dar, die untereinander stark verzahnt sind. Besondere Differenzierungen, wie Zellmembraneinfaltungen oder ein Bürstensaum, finden sich nur an zwei Stellen:

a) Die Zellen am Übergang vom proximalen in den distalen Enddarm (craniales Knie) besitzen längere (etwa 1/3 des Zelldurchmessers) apikale Einfaltungen. Ihre Elementarmembran weist die Normalwerte von 75–90 Å auf. Der Extrazellulärraum ist auf konstant 120 Å verbreitert und mit einem elektronendichten Material ausgefüllt (Abb. 10). Zum Cytoplasma hin befindet sich eine ebenso dichte Schicht von etwa 140 Å Dicke. NOIROT [30] bezeichnet sie als »revêtment« = Mantel (Abb. 10: r). Dieser Mantel besteht bei Termiten [30] und Dipteren [19, 53] aus kugeligen Untereinheiten. Ob die entsprechenden Strukturen am »revêtment« bei *Attagenus* ebenfalls Untereinheiten sind oder Artefakte, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Auf Querschnitten (Abb. 11 rechts oben) ist zu erkennen, daß die Einfaltungen in cuticula-Nähe tubuläre Form annehmen. Der Durchmesser der so gebildeten Ausläufer schwankt zwischen 500 und 3000 Å, entspricht also der von Mikrovilli [21].

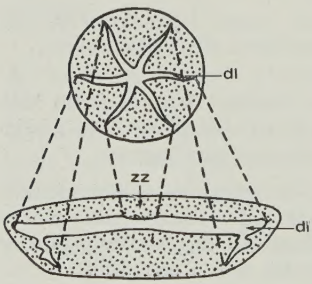


Abb. 4. Dieses Schema veranschaulicht die Falten, die sich am freien und kryptonephridialen Enddarm entsprechen. Die gestrichelten Linien geben die sich entsprechenden Ansätze der Falten an. An diesen Stellen inserieren auch die Muskeln. Der proximale Enddarm ist oben, der distale unten gezeichnet. zz = Zentralzelle. dl = Darmlumen.

Abb. 5. Schnitt durch die Zentralzellreihe fast parallel zur Cuticula. Vergr. 2600 ×.

Abb. 6. Längsschnitt durch die Zentralzellreihe mit Muskelzellen, Malpighischen Gefäßen und perinephrischer Membran. Vergr. 2600 ×.

Zu Abb. 5 und 6: be = basale Zellmembraneinfaltung. c = Cuticula. i = Interzellularsubstanz. mul = Muskulatur (längsgeschnitten). mg = Malpighisches Gefäß. mz = Muskelzelle. n = Zellkern. pm = perinephrische Membran. pz = perinephrische Zelle. q = Quellungsartefakt. s = Spaltraum zwischen Zentral- und Muskelzelle. sz = Sehnenzelle. zg = Zellgrenze. zz = Zentralzelle.

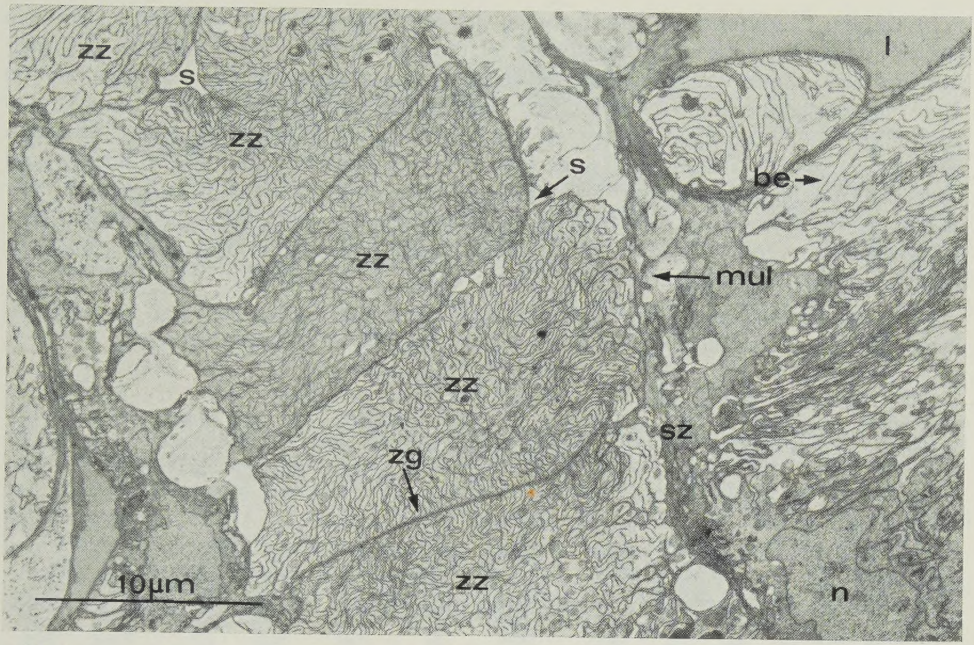

zz
s
l
zz
s
be
zz
mul
zz
sz
zg
10µm
zz
n

Abb. 5

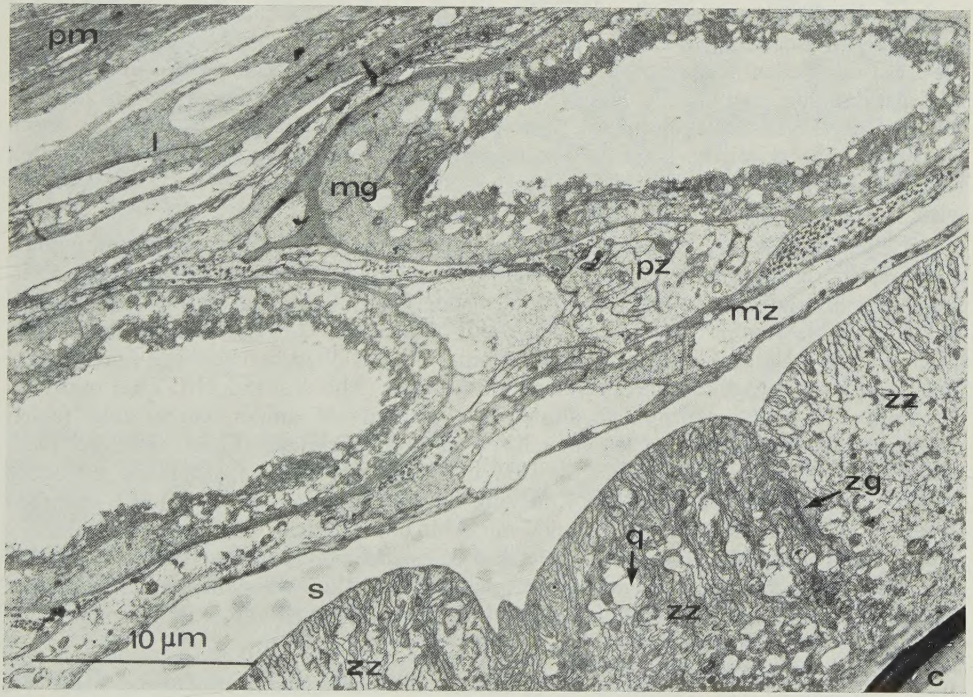

pm
l
mg
pz
mz
zz
zg
q
s
zz
10 µm
zz
c

Abb. 6

b) Um das Chitinfenster herum befinden sich am freien Enddarm apikale Einfaltungen (Abb. 9 und 12). Nahe am Chitinfenster erstrecken sie sich über 1/3 bis 1/4 des Zelldurchmessers, weiter davon entfernt werden sie immer kürzer, bis sie nach etwa 300 µm von ihm entfernt völlig verschwinden. Sie bilden ein Labyrinth im Sinne RUSKAS et al. [39]. Die Extrazellularspalten sind hier unregelmäßig erweitert. Das Zellplasma ist dabei in seinem Volumen so stark reduziert, daß zwischen den Mitochondrien und dem extrazellularen Raum nur 200–300 Å Plasma liegen und die Mitochondrien nur durch 500–1500 Å starke Brücken von Plasma verbunden sind. Die elektronendichten Membranteile werden als Cytolysosomen gedeutet. Zwischen zwei Zellen sind die Extrazellularräume nicht verbreitert.

Die eben unter a und b beschriebenen Teile des freien Enddarmes sind die einzigen Stellen des Rectalkomplexes, wo Tracheen direkt im Epithel gefunden wurden.

2. Kryptonephridialer Enddarm

Der distale Enddarm ist bilateralsymmetrisch gebaut (Abb. 2 und 3). Die Malpighischen Gefäßen liegen nur einer Seite des Enddarmquerschnittes an. Muskulatur befindet sich nur an den Stellen, an denen die Malpighischen Gefäße fehlen. Beiderseits der Gefäße befindet sich der Ansatz der perinephrischen Membran. Am kryptonephridialen Enddarm kann eine Zelle erkannt werden, die von ihren Nachbarzellen durch einen schmalen Saum abgetrennt ist (Abb. 2 und 3: zz). Diese Zelle wird im folgenden Zentralzelle genannt, da sie sich auf Querschnitten in der Mitte des kryptonephridialen Enddarmes befindet.

An Serienschnitten wurde der Übergang vom proximalen in den distalen Enddarm verfolgt. Am freien runden Enddarm wird jede der 6 Falten aus vielen Epithelzellen gebildet. Am Übergang in den kryptonephridialen Enddarm wird bei einer der Falten die Zahl der Zellen verringert, bis auf Querschnitten nur noch eine Zelle übrig bleibt. Diese ist dann die Zentralzelle. Es liegt nahe anzunehmen, daß der Saum um die Zentralzelle ein Rest von Muskulatur ist, die sonst den Darm umhüllt. Das wurde durch elektronenmikroskopische Befunde bestätigt (siehe Abschnitt Sehnen- und Muskelzelle). Zwischen der Zentralzelle und dem Saum besteht noch ein Spalt, der nach distal breiter wird.

Die Epithelzellen des kryptonephridialen Enddarmes. Die Zellen am kryptonephridialen Enddarm (ausgenommen Sehnen- und Muskelzellen) besitzen umfangreiche Zellmembraneinfaltungen. Im mittleren und distalen Abschnitt durchlaufen sie 2/3 der Zellhöhe (Abb. 5). Im proximalen Abschnitt sind sie nicht ganz so lang, da hier gleichzeitig apikale Einfaltungen vorhanden sind, die das oben beschriebene »revêtment« und einen konstant weiten Extrazellularraum besitzen (Abb. 8 a und 8 b). Zum mittleren Abschnitt des kryptonephridialen Enddarmes werden sie immer kürzer und fehlen distal ganz. Mikrotobuli wurden im ganzen kryptonephridialen Enddarmepithel nicht gefunden (Ausnahme Sehnenzelle). Es sind hier viele Löcher im Cytoplasma zu beobachten, deren Menge vom cranialen Knie zum Rectum zunimmt. (Abb. 5 und 6 stammen von dem selben Enddarm. Der Schnitt von Abb. 6 liegt etwa 0,2–0,4 mm distaler als in Abb. 5 und zeigt viel mehr Löcher.) Die Löcher stellen sicherlich Quellungsartefakte dar, da sie nicht von einer Membran begrenzt werden. Über ihre Entstehung vergleiche die Diskussion. In den Malpighischen Gefäßen werden ebenfalls solche Artefakte in der gleichen Verteilung gesehen.

Am gesamten kryptonephridialen Enddarm, wie auch am Chitinfenster, sieht die Cuticula homogen aus. In einem Schnitt durch eine frisch gehäutete Cuticula hingegen

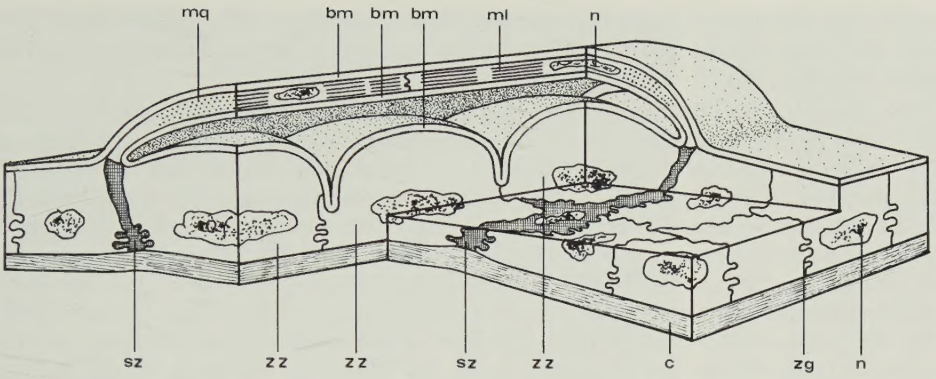


Abb. 7. Blockschema aus der Zentralzellreihe nach elektronen- und lichtmikroskopischen Befunden. Die Sehnenzellen sind kariert. Die Malpighischen Gefäße würden oben auf der Basalmembran des Enddarmepithels liegen.

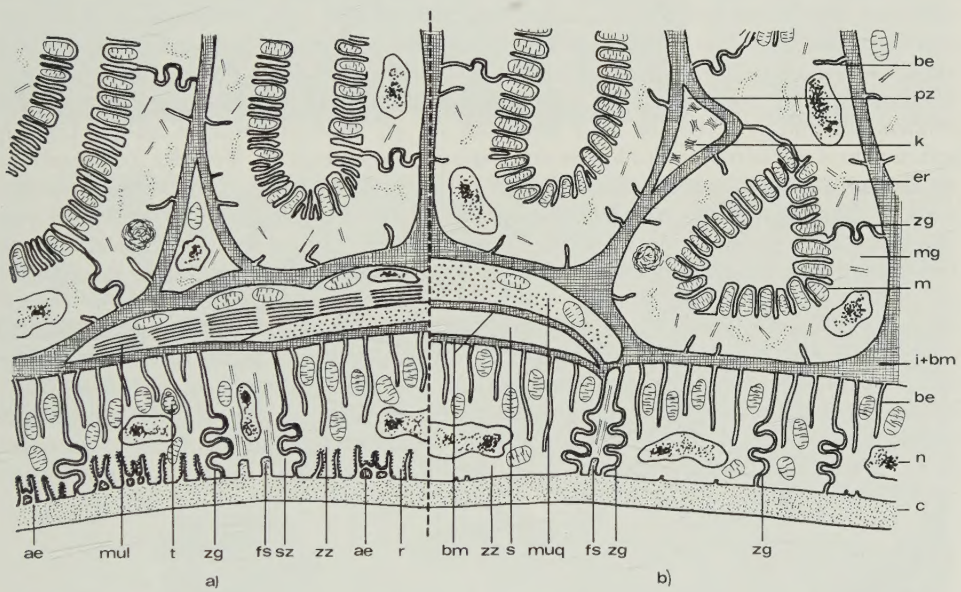


Abb. 8. Schema des kryptonephridialen Enddarmes nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen. a) Proximaler, b) distaler Querschnitt. Beachte die Unterschiede zwischen a) und b): Mitochondrien im Mikrovillisaum, apikale Zellmembraneinfaltungen, Spaltraum, Muskulatur, Tracheen!

Zu Abb. 7 und 8: ae = apikale Zellmembraneinfaltungen. be = basale Zellmembraneinfaltungen. bm = Basalmembran. c = Cuticula. er = endoplasmatisches Retikulum. fs = Fortsätze der Cuticula in der Sehnenzelle. i = Interzellularsubstanz. k = lamelläres Körperchen. m = Mikrovilli. mul = Muskulatur (längsgeschnitten). muq = Muskulatur (quergeschnitten). mg = Malpighisches Gefäß. n = Zellkern. pz = perinephrische Zelle. r = »revêtment«. s = Spaltraum zwischen Zentral- und Muskelzelle. sz = Sehnenzelle. t = Trachee. zg = Zellgrenze. zz = Zentralzelle.

waren auch Filamente zu erkennen. Am freien Enddarm können die drei Schichten Epi-, Exo- und Endocuticula deutlich unterschieden werden. In der Endocuticula sind Filamente zu sehen [24].

Die Zentralzellen. Die Zentralzellen sind grobquaderförmig gebaut, sie sind im Mittel 10 × 10 × 20 µm groß, wobei sie mit ihren breiten Seiten aneinanderliegen. So bilden sie eine Zellreihe von etwa 250 bis 300 Zellen (Abb. 7). Zur Cuticula sind sie alle etwas schmaler. Vor dem Spalt zwischen Zentralzellen und Saum liegt eine Basalmembran. Die Zellen sind hier so abgerundet, daß sie von der Leibeshöhle aus betrachtet wie hintereinander liegende Kissen aussehen (Abb. 6 und 7). Die Verzahnung der Zentralzellen ist kompliziert. Im basalen Bereich liegen sie glatt nebeneinander und sind nur durch ihre Basalmembran getrennt. Untereinander sind sie nur apikal, mit den übrigen Zellen über die ganze Zellhöhe verzahnt. Die Nachbarzellen senden außerdem lange schmale Zellausläufer zwischen die Zentralzellen, so daß diese nur an einer schmalen Stelle direkt zusammenstoßen.

Sehnen- und Muskelzellen. Der auf Seite 288 erwähnte Saum um die Zentralzelle besteht nach den elektronenmikroskopischen Ergebnissen aus drei Teilen: einer Muskelschicht und zwei Sehnenzellen. Um diese besser zu verstehen, soll vorher eine Sehnenzelle aus dem freien runden Enddarm betrachtet werden. Die Sehnenzellen sind dort sehr flach und breit (an der dünnsten Stelle nur etwa 1 µ hoch) und schmiegen sich eng an die Cuticula an. Zellmembraneinfaltungen fehlen hier. Statt dessen ragen von der Muskulatur und von der Cuticula 0,1 bis 0,2 µm starke und 0,5 µm lange Zapfen in die Sehnenzelle hinein. LAY-FOOK [22] beschrieb sie an anderen Insekten näher. Danach setzen zum Zellinneren an der Spitze der Zapfen Mikrotubuli an. Von der Zellmembran an der Spitze der Zapfen ziehen Fibrillen weit in die Cuticula. Mikrotubuli wurden auch in den Sehnenzellen von *Attagenus* gesehen (Abb. 11). Sie verlaufen senkrecht von der Cuticula in Richtung Muskulatur. Fibrillen in der Cuticula wurden bei *Attagenus* nicht gefunden. Am Beginn des proximalen kryptonephridialen Enddarmes streckt sich die Sehnenzelle auf etwa normale Epithelhöhe der Nachbarzellen, ist dafür jedoch schmaler geworden (Abb. 11). Die Muskulatur hat sich vom Epithel zurückgezogen, daß sie fast nur noch die Zentralzelle bedeckt (Abb. 8 a). Etwas weiter distal hat sich die Sehnenzelle auf einige hundert Å verschmälert. Die Zellverzahnungen mit ihren Nachbarzellen geben ihr hier ein wurzelartiges Aussehen (Abb. 8 b). Die Muskulatur hat sich inzwischen von der Zentralzelle abgehoben. Zwischen sie und Zentralzelle tritt der Spalt. Die Zahl der Muskelfibrillen wird nach distal geringer. Außerdem sind sie nur noch längs orientiert.

3. Chitinfenster

Das Epithel am Chitinfenster besteht aus schmalen hohen Zellen, die an der Cuticula des Chitinfensters ansetzen und zu den Malpighischen Gefäßen ausstrahlen (Abb. 2).

Abb. 9. Schnitt durch die Enddarmzellen am Rande des Chitinfensters parallel zur Cuticula und weit basal. Vergr. 11 000 ×.

Abb. 10. Apikale Zellmembraneinfaltungen mit »revêtement« aus dem Bereich der cranialen Biegung. Vergr. 76 000 ×.

Abb. 11. Sehnenzelle zu Beginn des kryptonephridialen Enddarmes (apikale Einfaltungen). Vergr. 10 500 ×.

Zu Abb. 9 bis 11: ae = apikale Zellmembraneinfaltungen. c = Cuticula. cl = Cytolysosom. fs = Fortsätze der Cuticula in der Sehnenzelle. mi = Mitochondrion. mt = Mikrotubuli. n = Zellkern. r = »revêtment«. sz = Sehnenzelle. t = Trachee. zg = Zellgrenze. zz = Zentralzelle.

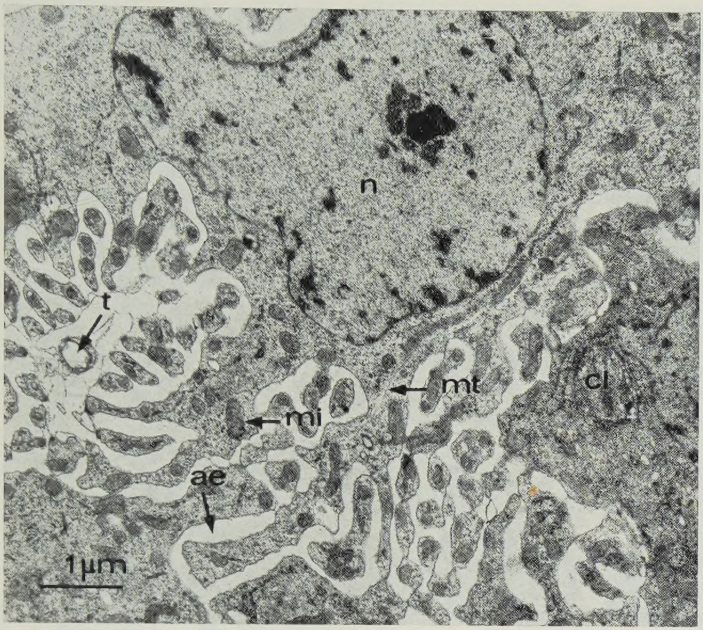


Abb. 9

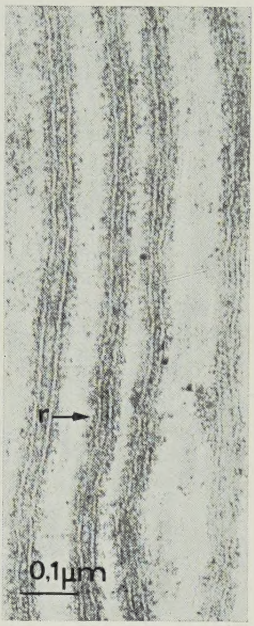


Abb. 10

Abb. 11

Sie sind im lichtoptischen Bild nicht sehr dicht. Der Zellkern befindet sich in der Nähe der Malpighischen Gefäße. Elektronenmikroskopische Aufnahmen zeigen, daß die Zellen etwa 1 µm starke Blätter darstellen, die mit ihren Kanten auf der Cuticula liegen und in der Längsachse des Chitinfensters (Abb. 1) orientiert sind. Zu den Malpighischen Gefäßen verbreitern sie sich. Ihre Interzellularräume sind auf etwa 500 Å erweitert. An der Cuticula besitzt die Zelle kurze blasige Einfaltungen, die bis 1 µm im Durchmesser betragen (Abb. 13). Die Zellen sind nicht wie das übrige Enddarmepithel untereinander verzahnt. Das Zellinnere ist auch im elektronenmikroskopischen Bild nicht sehr dicht. Auch Zellorganellen finden sich seltener als in den anderen Organen des Rectalkomplexes. Hervorstechend sind nur Mikrotubuli, die senkrecht auf der Cuticula stehen. Um das Chitinfenster herum ist die Cuticula durch einen Wulst verstärkt. Auf ihm setzt die perinephrische Membran an, die auch hier ein differenziertes Darmepithel ist. Außerdem inserieren auf dem Wulst noch Muskeln. Im Bereich des Chitinfensters selbst findet sich keine Muskulatur.

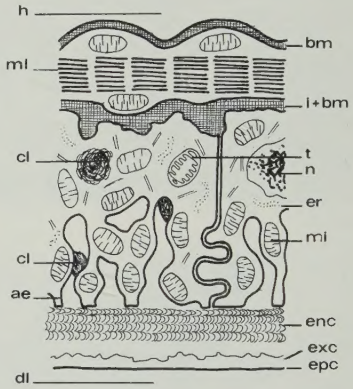


Abb. 12. Schema der Enddarmzellen am Rande des Chitinfensters. ae = apikale Zellmembraneinfaltungen. bm = Basalmembran. cl = Cytolysosom. dl = Darmlumen. enc = Endocuticula. epc = Epicuticula. er = endoplasmatisches Retikulum. exc = Exocuticula. h = Hämolymphe. i = Interzellularsubstanz. mi = Mitochondrion. ml = Muskulatur (längsgeschnitten). n = Zellkern. t = Trachee.

4. Malpighische Gefäße

Freie Malpighische Gefäße. Der frei in der Leibeshöhle liegende Anteil der Malpighischen Gefäße zeigt folgende (Abb. 14) Feinstruktur: Zur Körperhöhle eine Basalmembran von etwa 2000 Å Dicke. Die basale Zellmembran besitzt kurze Einfaltungen, die nicht über ein Viertel des Zelldurchmessers hinausgehen. Apikal findet sich ein Mikrovillisaum. Die Mikrovilli sind 2–3 µm lang und 0,15 µm stark. Die einzelnen Ausläufer lassen zwischen sich einen Spielraum von fast 0,1 µm. Die Zellgrenzen sind stark verzahnt und bilden eine Schlußleiste aus. Die Organellen und Zelleinschlüsse sind in bestimmter Weise in der Zelle verteilt: Mikrotubuli und rauhes endoplasmatisches Retikulum finden sich überall. Mitochondrien liegen bevorzugt in der apikalen Hälfte. Der basale

---

Abb. 13. Schnitt durch das Epithel am Chitinfenster cuticulanahe und halbtangential. Vergr. 15 000 ×.

Abb. 14. Freies Malpighisches Gefäß. Vergr. 3700 ×.

Abb. 15. Mikrovilli mit und ohne Mitochondrien in der Übergangsregion der Malpighischen Gefäße (an der cranialen Biegung; der Pfeil zeigt die Membranverlötung). Vergr. 44 000 ×.

Zu Abb. 13 bis 15: ae = apikale Zellmembraneinfaltung. f = Lipidvesikel aus dem Fettkörper. m = Mikrovilli. mi = Mitochondrion. mu = Muskulatur. mt = Mikrotubuli. n = Zellkern. pi = Pigment. v = Vesikel. zg = Zellgrenze.

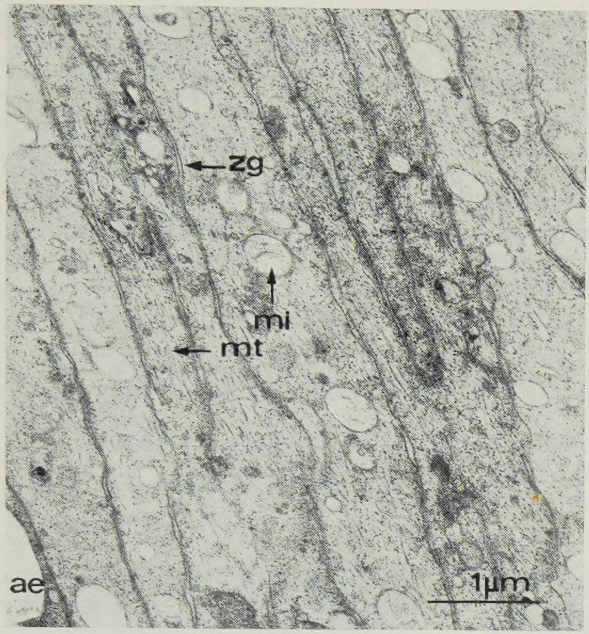


Abb. 13

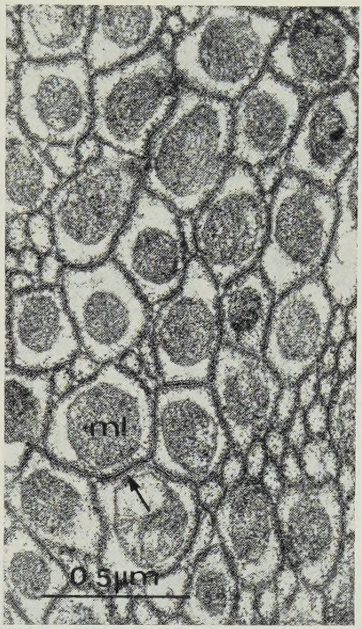


Abb. 15

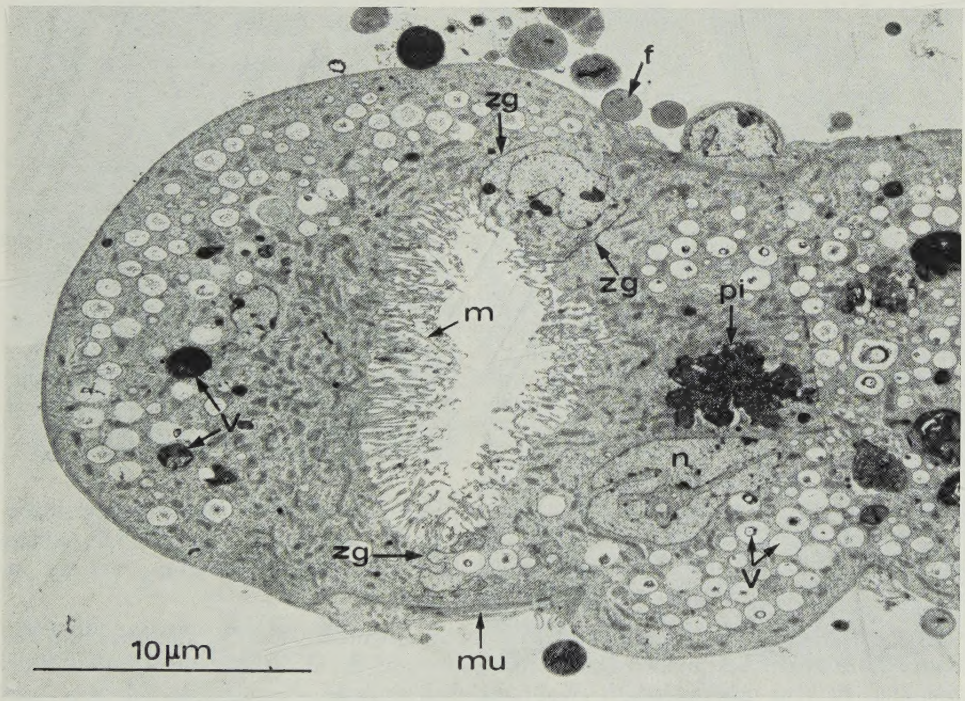


Abb. 14

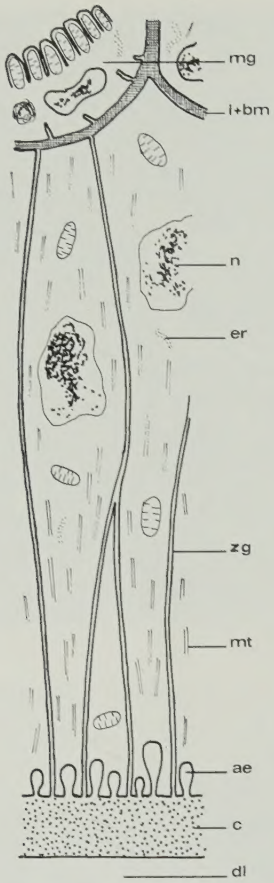


Abb. 16. Schema der Enddarmepithelzellen auf dem Chitinfenster.

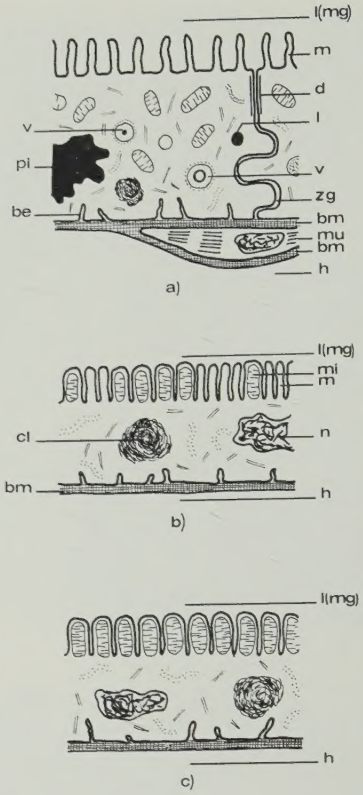


Abb. 17. Schema der Zellen der Malpighischen Gefäße nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen: a) freie Malpighische Gefäße, b) Übergangsform, c) kryptonephridiale Malpighische Gefäße.

Zu Abb. 16 und 17: ae = apikale Zellmembraneinfaltungen. be = basale Zellmembraneinfaltungen. bm = Basalmembran. c = Cuticula. cl = Cytolysosom. d = Desmosom. dl = Darmlumen. er = endoplasmatisches Retikulum. h = Hämolymphe. i = Interzellularsubstanz. l = Lipidvesikel. l (mg) = Lumen der Malpighischen Gefäße. m = Mikrovilli. mu = Muskulatur. mg = Malpighisches Gefäß. mt = Mikrotubuli. n = Zellkern. pi = Pigment. v = Vesikel. zg = Zellgrenze.

Bereich ist vor allem mit verschiedenartigen Vesikeln und osmiophilen Körpern ausgefüllt. Ihre Größe und Gestalt und ihr Inhalt ist mannigfaltig (Abb. 17 a). Einige Vesikel stehen in Verbindung mit dem endoplasmatischen Retikulum, welches im Abstand von 300 Å um die Vesikelmembran herum liegt.

Aus den Malpighischen Gefäßen anderer Insekten wurden zum Teil ähnliche, zum Teil andere Strukturen beschrieben (Literaturangaben auf der Tabelle). Die Autoren interpretieren sie sehr unterschiedlich. Wahrscheinlich sind sie – wenigstens teilweise – als Ausdruck einer Speicherexkretion zu deuten [51, 53]. Auf der Basalmembran der Mal-

pighischen Gefäße liegen Muskelzüge, die in großen Spiralen um sie herum laufen (Abb. 4). Sie liegen bevorzugt in der Nähe der seitlichen Zellgrenzen der Malpighischen Gefäße. Möglicherweise wird dadurch die Stabilität des Zellgefüges erhöht.

Kryptonephridiale Malpighische Gefäße. Die kryptonephridialen Malpighischen Gefäße liegen dem Enddarm nicht glatt an, sondern jedes einzelne verläuft in einer engen Spirale (Abb. 1 und 3). Die ungefähr 30 distalen Windungen laufen weniger in einer Spirale, als vielmehr im Zickzack vom Enddarmepithel zum Chitinfensterepithel und zurück. Leptophragmata (siehe Seite 286), wie bei *Tenebrio* [24, 42] oder *Dermestes* [23], wurden an eigenen Schnitten weder bei *Attagenus* noch bei *Anthrenus* gefunden. Saini [42] beschreibt sie jedoch auch an *Anthrenus*. Dieses widersprüchliche Ergebnis kann zwei Ursachen haben:

a) Die Zellen der Malpighischen Gefäße springen bei *Anthrenus* weit in deren Lumen vor, so daß leicht ein Zusammenstoß zweier Zellen für ein Leptophragma gehalten werden kann.

b) Nach Sainis Abbildung beträgt die Ausdehnung eines Leptophragmas etwa 4 µm, die Dicke eigener Schnitte jedoch 6 µm. Deshalb sind sie nicht erkannt worden. Bei *Attagenus* gibt es sicher keine Leptophragmata. Sie wurden auch in elektronenmikroskopischen Aufnahmen nicht gefunden.

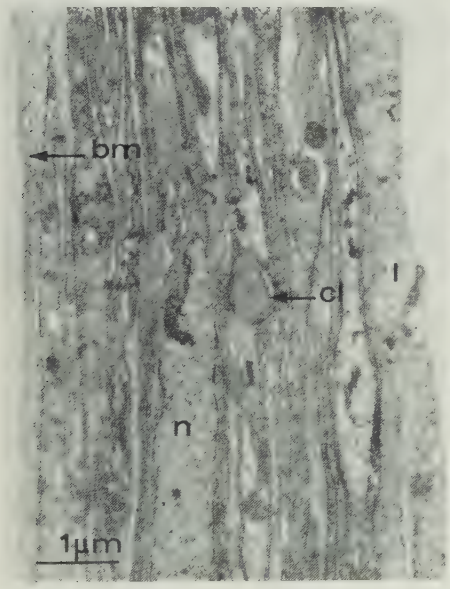


Abb. 18. Perinephrische Membran. Vergr. 10 400 ×.

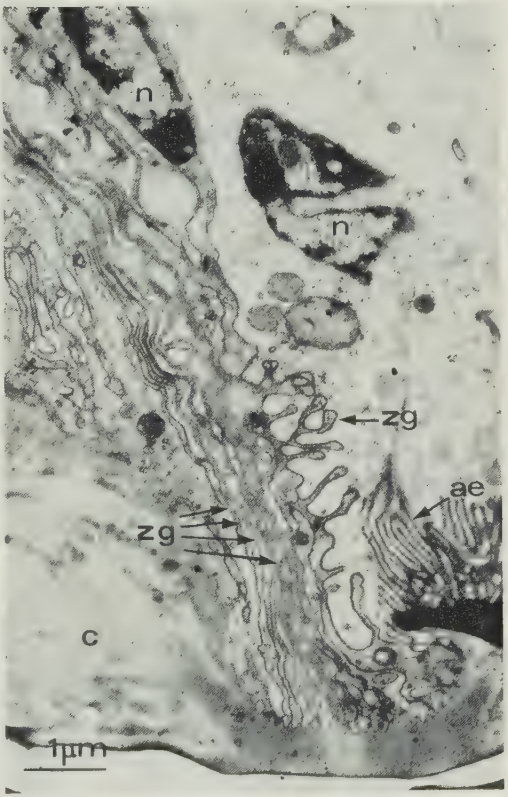


Abb. 19. Ansatz der perinephrischen Membran. Vergr. 11 000 ×.

Zu Abb. 18 und 19: ae = apikale Einfaltungen. bm = Basalmembran. c = Cuticula. cl = Cytolysosom. i = Interzellularsubstanz. n = Zellkern. zg = Zellgrenze.

Die distalen kryptonephridialen Malpighischen Gefäße besitzen eine andere Feinstruktur als die freien. Gegenüber diesen fällt auf, daß hier die Mitochondrien fast nur in den Mikrovilli liegen und daß die vielen Vesikel und Pigmente fehlen (Abb. 6 und 17 c). Es sind zwar Löcher in dem Cytoplasma vorhanden, doch sind dies sicher die gleichen Artefakte, wie im kryptonephridialen Enddarm. Basale Zellmembraneinfaltungen sind auch hier vorhanden. Die Gefäße werden nicht von Muskulatur begleitet. Im Querschnitt werden sie von nur einer Zelle gebildet. Ob das auch für die freien Malpighischen Gefäße gilt, kann nicht sicher entschieden werden, da sie nicht glattwandig sind (Abb. 1) und man deshalb keinen exakten Querschnitt herstellen kann. (Drei Zellgrenzanschnitte sind auch bei einer Zelle möglich!) An dem cranialen Knie befindet sich die Übergangsregion der Malpighischen Gefäße. Dort treten die typischen Mikrovilli der freien Malpighischen Gefäße mit einem Durchmesser von 0,5 µ und die der kryptonephridialen mit einem Durchmesser von 1,5 µ und Mitochondrien auf (Abb. 17 b). Der Übergang erfolgt fließend. An vielen Stellen sind die äußeren Schichten der Einheitsmembranen miteinander verlötet (Abb. 15) (»quintuple membranes«). Dies ist hier wahrscheinlich ein Kunstprodukt, da so keine Oberflächenvergrößerung der Zelle erreicht wird, was ja der Sinn eines Bürstensaumes ist.

5. Perinephrische Membran und perinephrische Zellen

Die perinephrische Membran ist eine Differenzierung des Darmepithels (Abb. 19 und 20). Sie besteht aus etwa 10–20 0,1 bis 0,5 µ breiten Zellen (Abb. 18). Ihre Flächenausdehnung ist beträchtlich. Auf einem Querschnitt konnte eine Zelle bis auf ungefähr ¼ der gesamten perinephrischen Membran verfolgt werden. Es ist anzunehmen, daß alle Zellen, die sie bilden, auch an der Cuticula ansetzen. Die Zellkerne sind über die ganze Membran verteilt. Zur Hämolymphe wird sie durch eine Basalmembran begrenzt. Der Raum zwischen den Malpighischen Gefäßen ist entweder mit einer Interzellularsubstanz oder mit Zellen (= perinephrischen Zellen) ausgefüllt (Abb. 6). Einige Zellen besitzen 1–2 große Vesikel mit einem lipoidartigen Inhalt. Der größere Teil hat in seinem Cytoplasma lamelläre Körperchen (Abb. 21). Sie sind 0,2–03 µ groß.

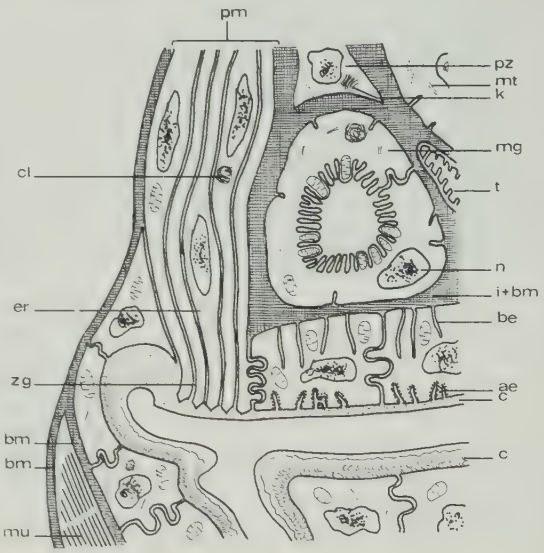


Abb. 20. Schema des Ansatzes der perinephrischen Membran nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Die perinephische Membran besteht aus mehr Zellen, als in dem Schema angegeben. Beachte die reiche Tracheenversorgung im perinephrischen Raum. ae = apikale Zellmembraneinfaltungen. be = basale Zellmembraneinfaltungen. bm = Basalmembran. c = Cuticula. cl = Cytolysosom. er = endoplasmatisches Retikulum. i = Interzellularsubstanz. k = lamelläres Körperchen. mu = Muskulatur. mg = Malpighisches Gefäß. mt = Mikrotubuli. n = Zellkern. pm = perinephrische Membran. pz = perinephrische Zelle. t = Trachee. zg = Zellgrenze.

An der etwas längeren Seite sind sie glatt begrenzt. Da sie an der schmaleren immer faserig auslaufen (Abb. 22), müssen sie tablettenähnlich gestaltet sein.

Die Interzellularsubstanz ist flockig aufgebaut. An der Basalmembran sind Fibrillen zu erkennen (Abb. 21). Wenn zwei Basalmembranen der Malpighischen Gefäße, der perinephrischen Zellen oder der Epithelzellen zusammenstoßen, bildet sich an der Berührungsstelle eine elektronenmikroskopisch dichte Schicht aus. Das gleiche gilt für die Grenze zwischen den Basalmembranen und der Interzellularsubstanz (Abb. 21, Pfeil!). Möglicherweise handelt es sich hier um eine Rekation zwischen den Mukopolysacchariden verschiedener Zellarten (z. B. Malpighische Gefäße-Epithelzellen), etwa analog einer Agglutinationsreaktion.

Der perinephrische Raum ist reich mit Tracheen besetzt.

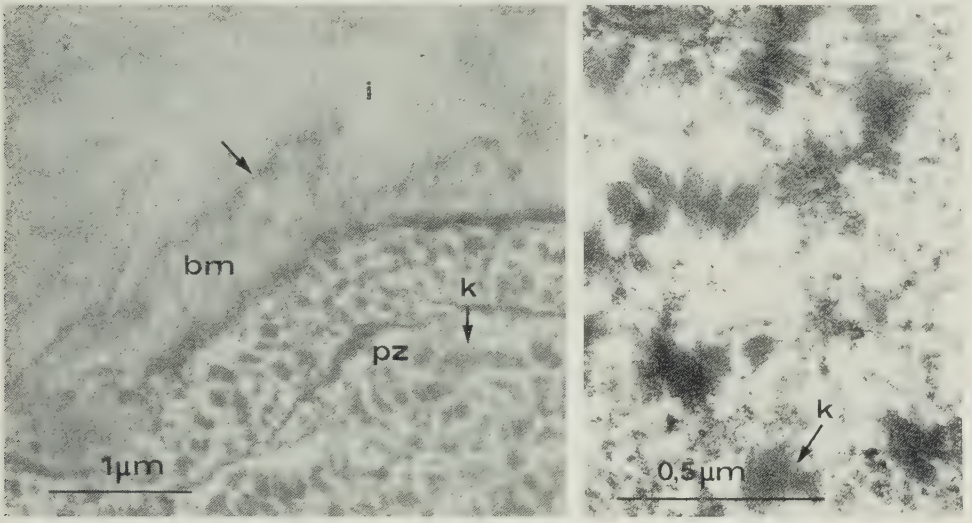


Abb. 21. Perinephrische Zelle mit Basalmembran und Interzellularsubstanz. Beachte die Verdichtung an der Grenze zwischen Interzellularsubstanz und Basalmembran (Pfeil!). In der Basalmembran sind Fibrillen zu erkennen. In der perinephrischen Zelle finden sich lamelläre Körperchen. Vergr. 19 000 ×.

Abb. 22. Lamelläre Körperchen in der perinephrischen Zelle. Vergr. 56 000 ×.

Zu Abb. 21 und 22: bm = Basalmembran. i = Interzellularsubstanz. k = lamelläres Körperchen. pz = perinephrische Zelle. zg = Zellgrenze.

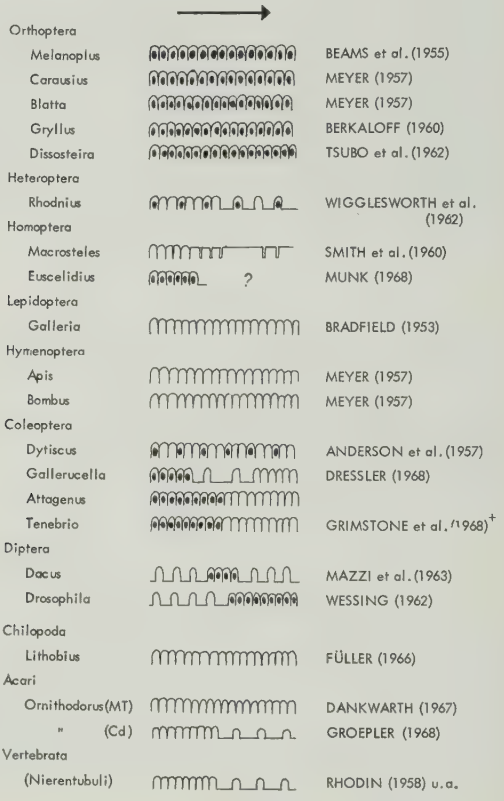
Diskussion

Älteren Autoren [28, 47] fiel bereits auf, daß Kryptonephridien vor allem bei den Käfern vorkommen, die in einer trockenen Umwelt leben und auch nur trockene Nahrung zu sich nehmen, und die deshalb kein Wasser vergeuden dürfen. Stammer [47] unterschied noch zwischen Käfern, die mäßig trocken und sehr trocken leben. Bei diesen ist der Darm nur einseitig mit den Malpighischen Gefäßen verwachsen (siehe auch die Einleitung). Heute kann nicht mehr daran gezweifelt werden, daß in den Malpighischen Gefäßen aller Insekten ein Primärharn gebildet wird [34, 53, 55]. Die

treibende Kraft ist in vielen untersuchten Fällen der KCl-Transport [34]. Aus dem Enddarm werden Wasser und KCl wieder in die Leibeshöhle rückresorbiert.

Die umfangreichsten physiologischen Untersuchungen an Malpighischen Gefäßen führten RAMSAY [36] und GRIMSTONE et al. [17] an den Kryptonephridien von *Tenebrio* durch. Die Autoren untersuchten unter anderem auch den osmotischen Druck in den Malpighischen Gefäßen und im Perirectalraum, der dem perinephrischen Raum von *Attagenus* entspricht. Es ergab sich, daß er nach rectal erhöht ist, wodurch die Wasserrückresorption aus dem Enddarm sehr begünstigt wird. Wenn man diesen Befund auf *Attagenus* überträgt, werden die Artefakte, die im Enddarmepithel und in den Malpighischen Gefäßen nach distal vermehrt auftreten, erklärt: Durch zu niedrigen osmotischen Druck des Fixierungsmittels treten dort Quellungen des Cytoplasmas und der Mitochondrien auf. Auch GRIMSTONE et al. [17] fielen die schlechte Zellerhaltung bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen des Rectalkomplexes von *Tenebrio* auf.

Bei allen Malpighischen Gefäßen und Enddärmen der Insekten treten Zellmembraneinfaltungen auf. Sie sind ein Hinweis auf erhöhten transzellulären Stofftransport. Wie dieser im einzelnen vor sich geht, wird noch lebhaft diskutiert [4, 6, 7, 11, 13]. Die Einfaltungen sind am Enddarm der Insekten verschieden ausgeprägt [2, 10, 17, 19, 20, 30, 44, 53]. Häufig treten sowohl apikale als auch basale Einfaltungen auf. In vielen Fällen kommen die Einfaltungen nur an den bereits im Lichtmikroskop vom übrigen



Tab. 1. Neben dem Gattungsnamen ist schematisch der Bürstensaum der Malpighischen Gefäße angegeben. Die schwarzen Felder stellen die Mitochondrien dar. Der schwarze Pfeil zeigt die Richtung des Harnflusses an. – * Die freien Malpighischen Gefäße wurden von DANKWARTH (1967) untersucht. – Mt = Malpighische Gefäße. Cd = Coxaldrüsen.

Darmepithel deutlich abgesetzten Rectalpapillen vor. Das übrige Epithel besitzt dann nur ganz kurze oder überhaupt keine Einfaltungen (z. B. *Drosophila* [53] und *Calliphora* [19]). In den Fällen, bei denen Rectalpapillen vorkommen, sind die Einfaltungen stets mit einem »revêtment« ausgekleidet. An Kryptonephridien kommen jedoch nie Rectalpapillen vor. Um so überraschender ist die Tatsache, daß am Enddarm von *Attagenus* ein »revêtment« auftritt. Möglicherweise ist das Enddarmepithel am cranialen Knie den Rectalpapillen anderer Insekten homolog. Sicher wird an dieser Stelle der größte Teil des Wassers rückresorbiert, zumal auch an den Kryptonephridien von *Tenebrio* an der entsprechenden Stelle die höchste Rate der Rückresorption gemessen wurde [17, 36]. Neuerdings wird das »revêtment« als Enzymträger angesprochen [8, 31].

Die Feinstruktur der Malpighischen Gefäße stimmte in allen bisher untersuchten Fällen im wesentlichen überein. So wurden auch bei *Attagenus* ein apikaler Bürstensaum und basale Zellmembraneinfaltungen gefunden. Der Sinn eines Bürstensaumes liegt auf der Hand: er führt zur Oberflächenvergrößerung der Membran. Wiederholt wurde der Versuch gemacht, aus der Anzahl der Mikrovilli [18, 49] oder – im speziellen Fall der Malpighischen Gefäße – aus dem Gehalt an Mitochondrien im Bürstensaum [52] Schlüsse zu ziehen, ob eine Zelle sezerniert oder resorbiert. Danach sollen Mikrovilli vor allem an resorbierenden Epithelien vorkommen. Diese Vorstellung wurde vor allem an Wirbeltiernephronen gewonnen. Auch an einem Bürstensaum mit Mitochondrien soll eher resorbiert werden, als an einem ohne Mitochondrien. Zu diesen Überlegungen wurde die Tabelle (Seite 298) aufgestellt. Es sind dort schematisch die Mikrovillisäume der Malpighischen Gefäße aus den vorliegenden Arbeiten angegeben. Außerdem wurden noch das Wirbeltiernephron und die Coxaldrüse der Zecke *Orithodorus* mit eingezeichnet. Findet sich nun beim Vergleich der bisher gemachten physiologischen Untersuchungen an den Exkretionsorganen mit den morphologischen Ergebnissen eine Gesetzmäßigkeit in der Ausgestaltung des Mikrovillisaumes? Für die aufgeführten Heuschrecken, die Zecke *Ornithodorus*, den Tausendfüßler *Lithobius*, den Käfer *Dytiscus*, die Hautflügler *Bombus* und *Apis* und den Schmetterling *Galleria* könnte man auf Grund ihres einheitlichen Mikrovillisaumes in den Malpighischen Gefäßen alleinige Sekretion postulieren. Bei der Stabheuschrecke *Dixippus* wurde dies durch die physiologischen Befunde bestätigt [35]. Die Ausgestaltung des Bürstensaumes der Malpighischen Gefäße von den Fliegengattungen *Drosophila* und *Dacus* und des Bürstensaumes der Coxaldrüsen der Zecke *Ornithodorus* würden distaler Sekretion und proximaler Resorption entsprechen, doch fehlen hierzu physiologische Untersuchungen. (Die Zikaden sollen hier nicht in Betracht gezogen werden, da der exkretorische Anteil ihrer Malpighischen Gefäße nicht bekannt ist. Sie scheinen mehr zum Kurzschlußstrom der Nahrungsflüssigkeit vom Vorderarm zum After zu dienen [44].) Bei der Wanze *Rhodnius* ist jedoch erwiesen, daß in ihren Malpighischen Gefäßen im distalen Abschnitt sezerniert und im proximalen resorbiert wird [54]. Dennoch sind die Mikrovilli im distalen Abschnitt zahlreicher. Bei den Käfern *Tenebrio*, *Gallerucella* und *Attagenus* ist es ebenfalls umgekehrt: Dort, wo nur sezerniert werden kann, sind mehr Mikrovilli vorhanden als in den anderen Abschnitten. Deren Bürstensaum besitzt obendrein noch Mitochondrien. Demnach ist es nicht möglich, aus der Mikrovillidifferenzierung auf die Richtung des transepithelialen Transport zu schließen.

Füller [15] äußerte die Vermutung, daß die einfach gebauten Malpighischen Gefäße von *Lithobius* der phylogenetisch primitiven Stellung der Chilopoden entsprechen. Bei Betrachtung der Tabelle fällt auf, daß die primitiven Insekten (Orthoptera, Heteroptera) im Gegensatz zu den hochdifferenzierten (Coleptera, Diptera) einen einheitlicheren Mikrovillisaum besitzen. Bei ihnen ist es vielleicht noch nicht zu einer Differenzierung

in Bereiche mit und ohne Mitochondrien im Bürstensaum gekommen. Ob hier eine Gesetzmäßigkeit vorliegt, kann jedoch erst gesagt werden, wenn mehr Material untersucht worden ist.

Es soll nun versucht werden, aus den physiologischen Untersuchungen an *Tenebrio* [17, 36] – soweit die Befunde auf *Attagenus* übertragbar sind – und aus den eigenen elektronenmikroskopischen Ergebnissen, ein hypothetisches Schema von den Vorgängen im Rectalkomplex von *Attagenus* zu entwerfen:

Am Pylorus tritt der Darminhalt in suspendierter Form in den Enddarm ein. Er wird dort mit dem Sekret der Malpighischen Gefäße gemischt. Dieses besteht vor allem aus KCl, Wasser und Exkreten. Die wenig differenzierten Zellen im proximalen Enddarm sprechen dafür, daß hier der Darminhalt kaum verändert wird. Eine Ausnahme macht möglicherweise das Chitinfenster und das umliegende Epithel. Dort wird vielleicht Wasser resorbiert. Am cranialen Knie wird die Hauptmenge des Wassers und des KCl rückresorbiert, und zwar sowohl in die Hämolymphe als auch in die Malpighischen Gefäße. An dieser Stelle des Enddarmes finden sich die Einfaltungen mit dem »revêtment«. Außerdem wurde bei *Tenebrio* an der entsprechenden Stelle die höchste Rückresorptionsrate gefunden. Obendrein ist die starke Tracheenversorgung hier ein Hinweis auf einen hohen Sauerstoffverbrauch infolge erhöhter Transportleistung. Beim distalen Enddarm ist – anders als bei *Tenebrio* – zwischen zwei Seiten zu unterscheiden. Das kryptonephridiale Enddarmepithel besitzt basale Zellmembraneinfaltungen. Hier wird wahrscheinlich ebenfalls Wasser rückresorbiert, während der gegenüberliegende freie Enddarm weitgehend inert bleibt. In dem Spaltraum erfolgt wahrscheinlich in Analogie zu dem Perirectalraum von *Tenebrio* ein Flüssigkeitstransport parallel zu dem Enddarm nach distal. Die Bedeutung dieses Transportes ist jedoch unklar. Größere Hohlräume werden häufig an Organen mit resorbierenden Epithelien gefunden (z. B. in der Rectalpapille von *Apis* [45] und *Calliphora* [19]). Am distalen Enddarm ist der Darminhalt weitgehend wasserfrei. Bei *Tenebrio* wurde gefunden, daß die Malpighischen Gefäße fähig sind, Wasser im dampfförmigen Zustand aus dem Darmlumen zu resorbieren. Erleichtert wird hier die Wasseraufnahme durch einen erhöhten osmotischen Druck im perinephrischen Raum, wie er bei *Tenebrio* gemessen wurde, und wie ihn die Quellungsartefakte auch bei *Attagenus* wahrscheinlich machen. In dem etwas erweiterten Rectum wird der trockene Kot gemeinsam mit den im Verlauf der Enddarmpassage angereicherten Exkreten kurze Zeit gespeichert und dann diskontinuierlich abgegeben.

Die kryptonephridialen Malpighischen Gefäße besitzen in den Mikrovilli und basalen Zellmembraneinfaltungen die Strukturen vermehrter Transportleistung. Sie unterstützen das Darmepithel in der Resorption des Wassers aus dem Enddarmlumen. Das aufgenommene Wasser wird durch die Malpighischen Gefäße fortgeleitet. Die freien Malpighischen Gefäße dienen nur der Exkretion. Die vielen Pigmente und Vesikel können als Ausdruck einer Speicherexkretion gewertet werden [65]. Mit dem Eintritt des Inhaltes der Malpighischen Gefäße in den Enddarm schließt sich der Wasser- und KCl-Kreislauf.

Zusammenfassung

Es wurden die Malpighischen Gefäße und der Enddarm von *Attagenus piceus OL.* (Dermestidae, Coleoptera) licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. *Attagenus piceus* besitzt Kryptonephridien. Jedes Malpighische Gefäß ist mit seinem distalen Abschnitt 1. eine kurze Strecke mit dem proximalen Enddarm (Chitinfenster), 2. über

ein größeres Gebiet mit dem distalen Enddarm verwachsen. Die Verwachsungsstellen betreffen jeweils nur einen Sektor des Enddarmquerschnittes. Die hohen und schmalen Enddarmepithelzellen am Chitinfenster beinhalten wenig Zellorganellen und sind stark hydratisiert. Zu Beginn der proximalen Verwachsung finden sich am Enddarmepithel apikale Zellmembraneinfaltungen, die zum Cytoplasma mit elektronendichten Partikeln besetzt sind. Längs der gesamten Verwachsung werden basale Zellmembraneinfaltungen gefunden. Bis auf eine von den übrigen Zellen abgesetzte Reihe von Zellen (Zentralzellreihe) fehlt an der distalen Verwachsung die Darmmuskulatur.

Im freien Abschnitt ist das Cytoplasma der Malpighischen Gefäße mit verschiedenen Vesikeln und Pigmenten angefüllt. Die basale Zellmembran bildet Zellmembraneinfaltungen, die apikale einen Mikrovillisaum. Im Mikrovillisaum der kryptonephridialen Gefäße finden sich Mitochondrien. Vesikel und Pigmente fehlen. Die Malpighischen Gefäße werden durch die perinephrische Membran an den Enddarm fixiert, welche umgewandelte Enddarmepithelzellen darstellen.

Die umfangreichen Zellmembraneinfaltungen werden als Zeichen für die Rückresorption von Kalium und Wasser aus dem Enddarm gedeutet. Ein Schwerpunkt der Resorption liegt zu Beginn der distalen Verwachsung von Enddarm und Malpighischen Gefäßen. Diese Stelle ist möglicherweise den Rectalpapillen anderer Insekten homolog. Bei den freien Malpighischen Gefäßen wird auch Speicherexkretion angenommen.

Ein Vergleich der elektronenmikroskopischen Untersuchung an *Attagenus* mit den physiologischen Untersuchungen an *Tenebrio* zeigt, daß die Kombination des Enddarmes mit den Malpighischen Gefäßen eine besonders wirkungsvolle Möglichkeit darstellt, den Wasserverlust der betreffenden Käfer zu verringern.

Literaturverzeichnis

[1] Anderson, E., and H. W. Beams: The fine structure of the malpighian tubules of *Dytiscus sp.* Proc. Iowa Ac. Sci. **64**, 680–685 (1957).

[2] Baccetti, B.: Richerche sull'ultrastruttura dell'intestino degli insetti. I. L'ileo di un ortottera adulto. Redia **65**, 264–276 (1960).

[3] Beams, H. W., T. Tahmisian, and R. L. Devine: Electron microscopic studies on the cells of the malpighian tubules of the grasshopper. J. Biophysic. Biochem. Cytol. **1**, 197–202 (1955).

[4] Bennett, H. S.: The concepts of membrane flow and membrane vesiculation as mechanisms for ion pumping. J. Biophysic. Biochem. Cytol. Suppl. **2**, 99–103 (1956).

[5] Berkaloff, A.: L'ultrastructure des tubes de malpighi et le fonctionnement chez les insects. 4. Internationaler Kongreß für Elektronenmikroskopie II. 392–396. Berlin: Springer Verlag 1960.

[6] Berridge, M. J., and B. L. Gupta: Fine structural changes in relation to ion and water transport in the rectal papillae of the blowflie *Calliphora*. J. Cell Sci. **2**, 89–112 (1967).

[7] Berridge, M. J., and B. L. Gupta: Fine structural localisation of adenosine triphosphatase in the rectum of *Calliphora*. J. Cell Sci. **3**, 17–32 (1968).

[8] Berridge, M. J., and J. L. Oschman: Tissue and Cell **I**, 247–272 (1969).

[9] Bradfield, J. R. G.: New features of protoplasmatic structure observed in recent electron microscope studies. Quart. J. Micr. Sc. **94**, 351 (1953).

[10] Copeland, E.: A mitochondrial pump in the cells of the anal papillae of mosquito larvae. J. Cell Biol. **23**, 253–261 (1964).

[11] Curran, P. F., and J. R. MacIntosh: A model system for biological water transport. Nature **193**, 347–348 (1962).

[12] Dankwarth, L.: pers. Mitt. (1968).

[13] DIAMOND, J. M., and I. TORNEY: Role of long extracellular channels in the fluid transport accross epithelia. Nature **210**, 817–820 (1966).

[14] DRESSLER, M.: Untersuchungen der Malpighischen Gefäße von *Gallerucella viburni*. Z. wiss. Zool. **178**, 40–68 (1968).

[15] FÜLLER, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Malpighischen Gefäße von *Lithobius forcicatus*. Z. wiss. Zool. **173**, 191–217 (1966).

[16] v. GORKA, A.: Experimentelle und morphologische Beiträge zur Physiologie der Malpighischen Gefäße der Käfer. Zool. Jb. Physiol. **34**, 233–338 (1914).

[17] GRIMSTONE, A. V., A. M. MULLINGER, and I. A. RAMSAY: Further studies on the rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor*. Phil. Trans. B. **253**, 343–382 (1968).

[18] GROEPLER, W.: Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung *Ornithodorus* (Acari, Argasidae). Z. wiss. Zool. **178**, 234–275 (1967).

[19] GUPTA, B. L., and M. J. BERRIDGE: Fine structural organisation of the rectum in the blowfly *Calliphora erythrocephala*. J. Morphol. **120**, 23–88 (1966 a).

[20] GUPTA, B. L., and M. J. BERRIDGE: A coat of repeating subunits on the cytoplasmatic surface of the plasma membrane in the rectal papillae of the blowfly *Calliphora erythrocephala* (MEIG.) studied in situ by the electron microscope. J. Cell Biol. **29**, 376–382 (1966 b)

[21] KOMNICK, H., und K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN: Morphologie des Cytoplasmas. Fortschritte der Zoologie **17**, 1–154 (1966).

[22] LAY-FOOK, J.: The structure of the developing muscle insertions in insects. J. Morph. **123**, 503–528 (1967).

[23] LISON, L.: Sur la structure de la region cryptosoleniée chez les coleoptères *Tenebrio molitor* et *Dermestes lardarius*. Bull. Acad. roy. Belg. Sér. 5 **23**, 317–327 (1937).

[24] LOCKE, M.: The structure and formation of the integument in insects. In: ROCKSTEIN, The physiology of Insects III. Academic Press, New York 1965.

[25] MARCUS, B. A.: Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. Z. Morph. Ök. **19**, 609–677 (1930).

[26] MAZZI, V., e B. BACCETTI: Ricerche istochimiche e al microscopio elettronico sui tubi Malpighiani di *Dacus oleae* (GMEL) larva. Z. Zellforsch. **59**, 47–70 (1963).

[27] MEYER, G. F.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Malpighischen Gefäßen verschiedener Insekten. Z. Zellforsch. **47**, 18–28 (1957).

[28] MÖBUSZ, A.: Über den Darmkanal der *Anthrenus*larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. Naturgesch. **63** (1), 89–128 (1897).

[29] MUNK, R.: Über den Feinbau der Filterkammer der Kleinzikade *Euscelidius variegatus*. Z. f. Zellforsch. **85**, 210–224 (1968).

[30] NOIROT-THIMOTHEE, C., et C. NOIROT: Revetement de la membrane cytoplasmatique et absorption des ions dans les papilles rectales d'un Termite. C. R. Acad. Sc. **263**, 1099–1102 Sér. D (1966).

[31] OSCHMAN, J. L., and B. J. WALL: The structure of the rectal pads of *Periplaneta americana* L. with regard to fluid transport. J. Morph. **127**, 475–509 (1969).

[32] PALADE, G. E.: A study of fixation for electron microscopy. J. exp. Med. **95**, 285–298 (1952).

[33] PEASE, D. C.: Infolded plasma membranes found in epithelia noted for their water transport. J. Biophysic. and Biochem. Cytol. **2**, No. 4 Suppl., 203–208 (1956).

[34] RAMSAY, J. A.: Active transport of potassium by the Malpighian tubules of insects. J. exp. Biol. **30**, 358–369 (1953 b).

[35] RAMSAY, J. A.: The excretory system of the stick insect *Dixippus morosus*. J. exp. Biol. **32**, 183–199 (1955 a).

[36] RAMSAY, J. A.: The rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor* L. Phil. Trans. B. **248**, 279–314 (1964).

[37] Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high *p*H as electron opaque stain. J. Cell Biol. **17**, 208 (1963).

[38] Rhodin, J. A. G.: Anatomy of kidney tubules. J. Rev. Cytol. **7**, 485–534 (1958).

[39] Ruska, H., D. H. Moore, and J. Weinstock: The base of the proximal covoluted tubule cells of rat kidney. J. Biophysic. and Biochem. Cytol. **3**, 249–252 (1957).

[40] Ryter, A., et E. Kellenberger: L'inclusion au polyester pour l'ultramicrotomie. J. Ultrastruct. Res. **2**, 200–214 (1958).

[41] Sabatini, D., K. Bensch, and R. J. Barrnett: The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyd fixation. J. Cell Biol. **17**, 19–59 (1963).

[42] Saini, R. S.: Histology and physiology of insects. Trans. R. ent. Soc. Lond. **116** (14), 347–392 (1964).

[43] Sjöstrand, F. S., and A. G. Rhodin: Ultrastructure of kidney tubules. Exptl. Cell Res. **4**, 426–456 (1953).

[44] Smith, D. S., and V. G. Littau: Cellular specialisation in the excretory epithelia of an insect *Macrosteles fascifrons*. J. Biophysic. Biochemic. Cytol. **8**, 103–133 (1960).

[45] Snodgrass: The anatomy of the honey bee. Comstock Press, New York 1956.

[46] Srivastava, P. N.: Physiology of excretion in the larva of *Corcyra cephalonica* Stainton (Leptidoptera). J. Ins. Physiol. **8**, 223–232 (1962).

[47] Stammer, H. J.: Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefäße der Coleoptera. Z. Morph. Ök. **29**, 196–217 (1935).

[48] Strugger, S.: Die Uranylkontrastierung für die elektronenmikroskopische Untersuchung der Pflanzenzellen. Naturwiss. **43**, 357 (1956).

[49] Thoenes, W.: Transportwege in den Harnkanälchen der Säugetiere. 2. wiss. Konf. Ges. Naturforsch. Ärzte, Reinhardsbrunn, Sekretion und Exkretion, 315–342. Berlin, Göttingen, Heidelberg. Springer Verlag 1965.

[50] Tsubo, J., and P. W. Brandt: An electron microscopic study of the Malpighian tubules of the grasshopper, *Dissosteira carolina*. J. Ultrastructure Res. **6**, 28–35 (1962).

[51] Wessing, A.: Untersuchungen über die Speicherfunktion der Malpighischen Gefäße. Verh. dt. Zool. Ges. 1961. Zool. Anz. Suppl. **25**, 166–174 (1962).

[52] Wessing, A.: Die Funktion der Malpighischen Gefäße. 2. wiss. Konf. Ges. Naturforsch. Ärzte, Reinhardsbrunn, Sekretion und Exkretion. Berlin, Göttingen, Heidelberg. Springer Verlag 1965.

[53] Wessing, A.: Funktionsmorphologie von Exkretionsorganen bei Insekten. Verh. dt. Zool. Ges. 1967. Zool. Anz. Suppl. **31**, 633–681 (1968).

[54] Wigglesworth, V. B.: The physiology of excretion in a bloodsucking insect, *Rhodnius prolixus*. The mechanism of uric acid excretion. J. exp. Biol. **8**, 411–451 (1931).

[55] Wigglesworth, V. B.: On the function of the so called rectal glands of insects. Quart. J. micr. Sci. **75**, 131–150 (1932).

[56] Wigglesworth, V. B., and M. M. Salpeter: Histology of the Malpighian tubules in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. Ins. Physiol. **8**, 299–307 (1962).

[57] Wigglesworth, V. B.: The principles of insect physiology. Methuen. London 1965.

1. Gutachter: Prof. Kümmel
2. " Prof. Ulrich
Tag d. mdl. Prüfung: 22.5.69
Ausfertigung d. Prom. Urk. 24.10.69